

УДК 598.422.1 : 591.526

**СОЦИАЛЬНО ОБУСЛОВЛЕННАЯ СМЕРТНОСТЬ В КОЛОНИЯХ
ЧЕРНОГОЛОВОГО ХОХОТУНА *LARUS ICHTHYAETUS***

**2. ДИНАМИКА И РАЗМАХ ЮВЕНИЛЬНОЙ СМЕРТНОСТИ
В КОЛОНИЯХ С РАЗЛИЧНОЙ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРОЙ**

Е. Н. ПАНОВ, Л. Ю. ЗЫКОВА

Сравнивали среднюю величину кладки, успех вылупления и размах ювенильной смертности в 12 колониях черноголового хохотуна из восточного Прикаспия (залив Кара-Богаз-Гол) и северного Казахстана (оз. Тенгиз). Выделены два основных типа поселений: главные и сопутствующие им. Для первых в целом характерны более ранние сроки гнездования, большая численность и плотность гнездящихся пар, более высокий размер кладки и малые потери на стадии инкубации и вылупления. Эмиграция выводков из главных поселений сдвинута на более поздние сроки (по сравнению с сопутствующими), что может способствовать уменьшению смертности пуховиков в период их перехода в ясли. В группе главных поселений наблюдается тенденция к увеличению ювенильной смертности в колониях с максимальной численностью и плотностью. В сопутствующих поселениях смертность птенцов от нападения взрослых птиц, видимо, не зависит от плотности. Рассматривается вероятный компромисс между позитивными и негативными влияниями высокой плотности гнездования на успех размножения.

В нашем предыдущем сообщении (Панов и др., 1980) были даны суммарные оценки уровня ювенильной смертности в поселениях черноголового хохотуна, приуроченных к двум удаленным друг от друга участкам его ареала (оз. Тенгиз в северном Казахстане, острова залива Кара-Богаз-Гол в восточном Каспии). Давая общее описание пространственной структуры колоний этого вида, мы упомянули об их неоднородности и ориентировочно выделили три основных типа (плотные многорядные, плотные линейные и разреженные линейные колонии). Ниже будет проведен более детальный анализ внутренней структуры поселений в связи с вопросом о дифференцированной смертности птенцов в колониях разных типов.

В 1978 и 1979 гг. исследован ход и успех размножения черноголовых хохотунов в 12 колониях (1 — оз. Тенгиз, 11 — залив Кара-Богаз-Гол). Методики наблюдений и мечения птенцов описаны ранее (Панов и др., 1980). Во всех колониях замерены расстояния между краями ближайших гнезд. Колонии были зарисованы, а их площади измеряли на плане. Для выяснения степени влияния наблюдателей на репродуктивный успех колоний одну из них посещали только трижды — в начале гнездового цикла и по его окончании. Эту колонию (№ 5) рассматривали в качестве контрольной. Дополнительные данные по влиянию величины колонии на ее жизнеспособность получены в 1980 г. на одном из островов залива Кара-Богаз-Гол. В статье использованы данные Н. Н. Андрусенко по успеху размножения хохотунов на оз. Тенгиз в 1976—1977 гг. Авторы пользуются случаем принести благодарность Н. Н. Андрусенко, В. И. Васильеву и М. Е. Гаузер за их помощь при организации наших полевых исследований в Кургальдинском и Красноводском заповедниках.

**ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ
ПОСЕЛЕНИЙ ЧЕРНОГОЛОВОГО ХОХОТУНА**

При первой же попытке описать размещение гнезд этого вида мы обнаруживаем по крайней мере четыре уровня их агрегации. Компактные группы из двух-трех (или большего числа) гнезд объединены в суб-колонии, которые складываются в относительно изолированные друг от

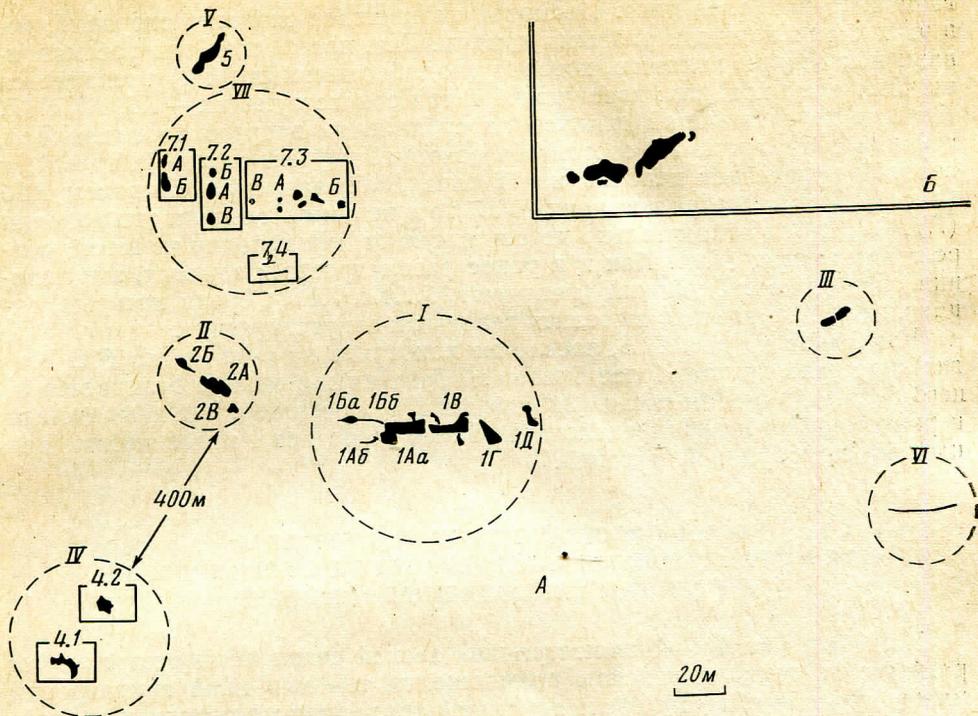


Рис. 1. Схема расположения поселений (римские цифры), колоний (арабские цифры) и субколоний (цифры с буквами) черноголового хохотуна в прикаспийской популяции (А) и на оз. Тенгиз (Б)

друга колонии; несколько колоний формируют поселение (см. Панов и др., 1980). Хотя иерархический характер такого рода организации очевиден, отнесение той или иной конкретной группировки гнезд к классу «субколонии», «колонии» или «поселения» во многих случаях является процедурой в значительной мере субъективной.

Иллюстрацией сказанному может служить рис. 1, А. Мы видим, что местная популяция чаек распадается на семь поселений, часть из которых (I, II, IV, VII) сформированы из разного числа более мелких единиц, тогда как другие (III, V) абсолютно монолитны. Следовательно, в двух последних случаях границы «поселения» и «колонии» совпадают. Несколько сложнее обстоит дело с «поселением» II. По первому впечатлению можно было бы сказать, что в нем выделяется три колонии. Однако фактически эти группировки особой связаны в общее целое (о чем, в частности, говорят синхронные взлеты птиц во время тревоги), так что мы рассматриваем их как три субколонии — одна «главная» и две «субколонии-спутники» (рис. 1, 2Б и 2В), сопутствующие главной¹ в единой колонии № 2. В противоположность этому две колонии, обозначенные как 4.1 и 4.2, по общему впечатлению оказываются совершенно независимыми друг от друга, так что возникает вопрос о правомерности объединения их в составе некоего общего поселения.

Сложнее дать формальную классификацию группировок, входящих в состав поселений I и VII, где иерархия пространственной организации

¹ Подразделение группировок на главные и сопутствующие им проводится не только для субколоний, но и для группировок более высоких рангов: колоний и поселений (см. ниже).

Некоторые пространственные и демографические характеристики колонии черноголового хохотуна в популяциях пролива Кара-Богаз-Гол и на о-ве Смеха

Структурные единицы	Число гнезд *	Площадь колонии, м ²	Плотность поселения (число гнезд на 1 м ²)	Среднее минимальное расстояние между гнездами, см	Средняя величина кладки	% неоплодотворенных яиц	% вылупления (от числа реализованных яиц)	Птенцы, убитые в колонии (% от числа вылупившихся)	Дата начала вылупления
Кара-Богаз-Гол									
Поселение I	258								1.V
Колония 1	258				2,47±0,05				
Субколония 1А(а+б)	126	294,5	0,43±0,03		2,58±0,06	5,6	89,13	17,80(52)	
» 1Аа	114	219,5	0,52±0,04	46,5±2,3	2,60±0,07				
» 1Аб	12	35,0	0,34±0,10	68,5±7,9	2,33±0,19				
» 1Б(а+б)	35	117,5	0,30±0,05	74,2±15,3	2,77±0,07	6,31	70,53	14,90(10)	
» 1Ба	21	26,0	0,81±0,11	41,9±3,2	2,86±0,08				
» 1Бб	14	47,0	0,30±0,07	97,7±25,9	2,57±0,14				
» 1В	63	169,50	0,37±0,05	44,6±3,6	2,17±0,09	6,76	84,21	12,50(14)	8—9.V
» 1Г	26(23)	81,0	0,28±0,06	55,1±8,5	2,15±0,13	6,37	78,72	13,51(5)	8—9.V
» 1Д	7	16,0	0,44±0,12	153,9±36,6	3,00±0,44				
Поселение II	84								30.IV
Колония 2	84	231,0	0,36±0,04	84,9±26,0	2,63±0,07	8,59	82,35	13,74(25)	
Субколония 2А	53	61,0	0,87±0,09	38,8±2,8	2,58±0,09				
» 2Б	21	50,0	0,42±0,09	66,0±9,2	2,76±0,11				4.V
» 2В	11(10)	15,0	0,67±0,18	72,3±17,5	2,64±0,20				
Поселение III	28								
Колония 3	28	85,5	0,34±0,05	70,0±7,8	2,93±0,10	7,32	80,49	12,12(8)	
Поселение IV	40				2,52±0,14				5—6.V
Колония 4.1	16	29,0	0,51±0,14	61,0±11,4	2,68±0,27	22,72	60,86	28,5(4)	5—6.V
» 4.2	24(15)	37,0	0,41±0,09	78,4±14,6	2,41±0,14	11,90	77,27	21,0(7)	
Поселение V	102								11.V
Колония 5	102(97)	136,0	0,71±0,05	44,3±1,5	2,48±0,08	10,06**	84,09**	10,45(14)**	
Поселение VI	8								8.V
Колония 6	8	62,0	0,13±0,14	319,4±68,09	2,25±0,15	33,33	27,78	16,7(1)	
Поселение VII	104				2,08±0,09	23,87			15—16.V
Колония 7.1	32(30)	83,0	0,36±0,06	70,5±4,5	2,35±0,13	30,95***	50,00***	11,90(5)***	
Субколония 7.1А	17(16)	19,5	0,82±0,14	47,9±4,8	2,54±0,22		(макс. 64,28)		
» 7.1Б	15(14)	38,0	0,37±0,08	82,8±12,5	2,08±0,14				

Кара-Богаз-Гол									
Колония 7,2(A+B)	26	45,0	0,58±0,10	48,5±4,6	2,04±0,20	23,08	69,23	11,11(3)	15—16.V
Субколония 7.2А	17(16)	22,0	0,73±0,14	53,0±6,6	1,86±0,26				
» 7.2Б	11(10)	8,0	1,25±0,16	41,9±5,4	2,30±0,39				25.V
» 7.2В	7	10,5	0,67±0,17	48,3±9,1	2,00±0,00	—	—	—	15—16.V
Колония 7.3	31				2,22±0,15	20,97+	59,68+	18,9(7)+	
Субколония 7.3А	22	75,5	0,29±0,05	88,3±17,7	2,18±0,19				
» 7.3Аа	7	9,5	0,74±0,20	60,6±16,6	2,29±0,34				
» 7.3Аб	8	8,0	1,00±0,43	62,0±9,1	2,38±0,31				
» 7.3Б	5	12,5	0,40±0,15	146,0±32,0	2,60±0,24				
» 7.3В	5(4)	4,0	1,00±0,00	54,9±18,4	2,00±0,40				
Колония 7.4	6	47,0	0,15±0,14	213,3±97,7	2,50±0,20	13,30++	61,60++	14,30(1)++	19—20.V

О-в Смеха (оз. Тенгиз, Северный Казахстан)

1976 г.									
Субколония А+Б	670				2,84±9,92				1—5.VI
» В	203				2,78±0,02				1—5.VI
1978 г.									
Субколония А+Б	335				2,85±0,02				6.V
» А									
» Аа	122	122,0	1,00±0,07	40,6±	2,85±0,02				
» Аб	31(26)	33,0	0,79±0,14	69,8±5,9	2,74±0,05				
» Б									
» Ба	56(53)	38,0	1,39±0,13	47,2±2,7	2,88±0,22				
» Бб	31	25,0	1,24±0,12	50,9±2,9	2,96±0,02				
» Бв	25(23)	35,0	0,66±0,16	48,9±2,9	3,00±0,02				
» Бг	52(51)	62,0	0,85±0,01	59,8±2,8	2,81±0,03				
» Бд	18(17)	29,0	0,59±0,11	83,2±13,4	2,67±0,08				

* В скобках—число гнезд, использованных для подсчета плотности поселения.

** Не реализовано 33,2% отложенных яиц.

*** Не реализовано 26,2% отложенных яиц.

+ Не реализовано 5,8% отложенных яиц.

++ Не реализовано 20% отложенных яиц.

К этому следует добавить, что величина кладки в колонии 5 достоверно не отличается от таковой в наиболее синхронной и к тому же ранней субколонии 1А ($t=0,96$, $p=0,32$). Недостоверны различия между этими группировками и по числу неоплодотворенных яиц ($t=1,48$, $p=0,14$).

Не играя, по-видимому, существенной роли в повышении начальной плодовитости, синхронизация гнездования, как мы полагаем, может приводить к увеличению ювильной смертности (см. ниже).

Сроки начала размножения. В каспийской популяции черноногового хохотуна наблюдается явная тенденция к прогрессивному уменьшению средней величины кладки в ходе сезона размножения. Это было уже показано при сопоставлении ранней колонии I и позднего поселения VII. Другие подобные же примеры можно найти в табл. 1. Тот же самый принцип обнаруживается при сравнении главных (ранних) и сопутствующих (более поздних) субколоний в пределах одной колонии. Так, поздние субколонии 1В и 1Г со средними размерами кладки 2,17 и 2,15 яиц достоверно отличаются от более ранних субколоний 1А и 1Б (2,58 и 2,77) колонии I ($p=0,01$). Однако небольшие различия в сроках яйцекладки в разных субколониях могут и не сопровождаться столь явными расхождениями в средней величине кладки. В тех немногих случаях, когда размер кладки в сопутствующих субколониях несколько крупнее, чем в более ранней главной, эти различия недостоверны. Примером могут служить субколонии 2А (кладка 2,58) и субколония 2Б (кладка 2,76; $t=1,28$, $p=0,2$). Интересно, что при сравнении двух соседних колоний, образовавшихся почти одновременно, сопутствующая колония одной может дать большую величину кладки, чем главная субколония другой (сравним, например субколонии 1А и 2Б; $p=0,2$).

В целом можно сказать, что в каспийской популяции хохотуна наблюдается своеобразная иерархия группировок по показателю начальной плодовитости. Последняя имеет тенденцию быть максимальной в наиболее рано формирующихся главных субколониях главных поселений (I, II, III — см. рис. 1). Ниже в этом ряду стоят более поздние сопутствующие субколонии, образующиеся рядом с главными. Затем идут главные колонии (или субколонии) разреженных сопутствующих поселений (IV, VI, VII). И, наконец, завершают этот ряд минимальные по размерам сопутствующие субколонии внутри сопутствующих поселений (например, 7.1Б, 7.2Б, 7.3Б). Хотя плотность расположения гнезд внутри последних сопоставима со средней плотностью в главных субколониях (таких, как 1А), число гнезд настолько мало (15, 11, 8), что положительное влияние плотности на выход яиц не может проявиться. Лишь в наиболее крупных и плотных поздних колониях эффект плотности компенсирует общую тенденцию к уменьшению величины кладки, которая оказывается вполне сопоставимой с кладкой в ранних колониях. Примером может служить колония 5 с кладкой 2,48. При сравнении колонии 5 со всеми ранними поселениями лишь в одном случае (колония 3) мы получаем различия, превышающие 95-процентный уровень значимости ($t=3,46$, $p<0,0001$).

Возраст гнездящихся птиц. Для многих видов колониальных птиц показана связь между возрастом и успехом размножения. Молодые особи имеют меньшие кладки, выживаемость яиц и птенцов низка. Поскольку молодые птицы гнездятся позже, снижение их плодовитости обусловлено суммарным влиянием возраста и фенологического фактора (см. предыдущий раздел). Позднее начало гнездования автоматически приводит к тому, что молодые особи занимают периферийные участки колонии (Penney, 1978; Coulson, 1972; Blus, Keahey, 1978; Haas, 1978 и др.). Поэтому можно думать, что и у черноногового хохотуна сопутствующие поселения и колонии образованы преимущественно молодыми птицами. Однако если возраст, сроки размножения, сред-

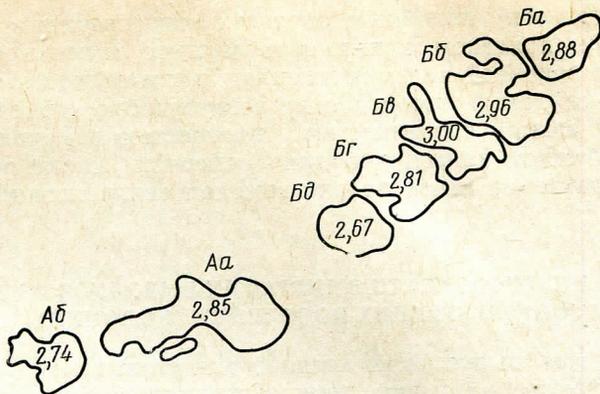


Рис. 2. Субколонии (обозначены буквами) в колонии о-ва Смеха (оз. Тенгиз): числа — средние величины кладки (см. табл. 1); различия в средних размерах кладки высоко достоверны между всеми группировками, за исключением случаев Ба — Бг, Бб — Бв, Аа — Ба, Аа — Ба, Аа — Бг, Аб — Бг, Аб — Бд

ний размер кладки и процент неоплодотворенных яиц скоррелированы достаточно тесно, возникает вопрос о возрасте птиц в поздней колонии Б, где начальная плодовитость достаточно высока (см. выше). Если эта колония сформирована из молодых особей, то в этом случае позитивное влияние высокой численности и плотности на начальный успех размножения несомненно. Однако поскольку мы не располагаем никакими сведениями о возрастном составе изученных популяций, этот интересный вопрос остается открытым.

С ним связана и другая, чисто поведенческая проблема. Действительно ли молодые птицы не склонны, подобно более старым, образовывать крупные компактные колонии? Если это так, то механизмы подобного рода возрастных различий в социальном поведении требуют специального изучения.

При обсуждении вопроса о влиянии возраста на начальную плодовитость интересные данные дает сопоставление поселений каспийской популяции хохотуна с таковым на о-ве Смеха. Здесь минимальные средние кладки приурочены к двум участкам колонии, один из которых (1Аа) занимает периферическое положение по отношению ко всей колонии в целом, а другой (1Ба) — по отношению к субколонии Б (рис. 2). Плотность на этих участках ниже средней плотности по всей колонии, невелика и число гнезд (31 и 18 соответственно — см. табл. 1). Будучи минимальными для популяции о-ва Смеха, средние величины кладок в этих участках соответствуют одним из самых высоких для каспийской популяции. Если считать, что возрастной состав изученных нами популяций примерно одинаков, то придется допустить, что молодые птицы на о-ве Смеха имеют несравненно более высокую начальную плодовитость, чем молодые из каспийской популяции. В случае справедливости этого предположения становится несомненным позитивное влияние высокой численности и плотности на величину кладки.

Поселение на о-ве Смеха отличается большой компактностью. Средние плотности в центре поселения колеблются между 0,66 и 1,39 гнезд на 1 м², т. е. в целом эти показатели заметно выше, чем в каспийских поселениях (табл. 1). Это объясняется тем, что на о-ве Смеха, в отличие от Прикаспия, хохотуны занимают всю пригодную для гнездования площадь (Панов и др., 1980). Естественно, что сопутствующие субколонии в этих условиях могут образоваться только вплотную к главным.

Будучи расположены подобным образом, сопутствующие субколонии должны, как мы полагаем, испытывать мощное стимулирующее влияние со стороны основной части поселения. Таким образом, здесь мы видим еще одно свидетельство в пользу возможности существования позитивной связи между численностью, плотностью и начальной плодовитостью. Упомянем также, что для основной части поселения на о-ве Смеха характерна сравнительно высокая синхронизация репродуктивного цикла.

РАЗЛИЧИЯ В ИНТЕНСИВНОСТИ ЭМИГРАЦИИ ВЫВОДКОВ ИЗ ГЛАВНЫХ И СОПУТСТВУЮЩИХ ПОСЕЛЕНИЙ (КОЛОНИЙ)

В период после вылупления птенцов мы становимся свидетелями еще одного важного различия между группировками разных типов. И взрослые чайки-родители и птенцы, способные активно передвигаться, явно тяготеют к наиболее крупным и плотным скоплениям своего вида (Панов и др., 1980), поэтому в главных поселениях выводки неделями остаются в непосредственной близости от своего бывшего гнезда, тогда как из сопутствующих поселений идет систематическая эмиграция выводков. Родители нередко уводят птенцов из небольшой разреженной колонии (или субколонии) уже на 3—4-й день после их вылупления, когда пуховики еще недостаточно окрепли (Панов и др., 1980; наши данные). Часть таких выводков направляется непосредственно в ясли, формирующиеся к этому времени в стороне от гнездовых колоний, тогда как другие присоединяются на более или менее длительный срок к ближайшим крупным и плотным колониям (Панов и др., 1980). В результате в последних постоянно поддерживается достаточно высокая концентрация птенцов, находящихся в том возрасте, когда они особенно уязвимы для нападений взрослых птиц. Таким образом, легко предположить, что ювенильная смертность в крупных колониях, обусловленная в основном гибелью аборигенных птенцов, дополняется гибелью пуховиков — иммигрантов из сопутствующих колоний. Так ли это на самом деле, должны показать дальнейшие исследования с использованием массового мечения птенцов.

В целом имеющиеся данные позволяют говорить о том, что основная ювенильная смертность (вызванная агрессивностью взрослых птиц) в главных поселениях и колониях приходится на период пребывания птенцов в своей колонии, тогда как птенцы из сопутствующих колоний гибнут преимущественно во время миграций в более крупные скопления (ясли, главные колонии) и, возможно, в период пребывания в составе этих скоплений.

ЯВЛЯЕТСЯ ЛИ ПОВЫШЕННАЯ КОНЦЕНТРАЦИЯ ПТЕНЦОВ ФАКТОРОМ, СТИМУЛИРУЮЩИМ ИХ УНИЧТОЖЕНИЕ ВЗРОСЛЫМИ ПТИЦАМИ?

Как следует из рис. 3, по крайней мере в некоторых колониях пик ювенильной смертности наблюдается лишь после того, как доля вылупившихся птенцов достигает 50—75%. В ранней, синхронно размножающейся субколонии 1А этот пик приходится на 7—10-й дни после начала вылупления, а в позднем асинхронном поселении V — только на 14—15-й дни (рис. 3, д). Нечто подобное, хотя и не в столь яркой форме, наблюдается в раннем поселении II (рис. 3, б) и в поздней субколонии 7.1 (рис. 3, е). Вместе с тем такой зависимости не найдено в относительно поздних группировках 1В (рис. 3, в) и 4.2 (рис. 3, з), из которых первая входит в состав главного поселения I, а вторая — в состав сопутствующего поселения IV. Если говорить о последних двух случаях, то монотонность динамики ювенильной смертности легко

объяснима для колонии 4.2, которой свойственна систематическая эмиграция выводков, но мало понятна для субколонии 1В, где выводки удерживаются близостью крупной группировки 1А, и, таким образом, концентрация пуховиков увеличивается по мере их вылупления.

Оставив пока в стороне все эти неясные случаи, попытаемся обсудить причины явного пика ювенильной смертности в субколонии 1А. 3 мая, когда здесь вылупилось 148 птенцов (51,7% от окончательного их числа), лишь один из них (0,67%) был найден убитым. К 7 мая вылупилось еще 76 птенцов, так что общая доля вылупившихся составляла уже 78,6%. В этот день убитыми оказались 19 пуховиков (8,5% от числа вылупившихся). Эти цифры говорят о том, что в данном случае смертность птенцов не связана простой линейной зависимостью с их числом в колонии. Создается впечатление, что увеличение числа птенцов выше некой критической цифры стимулирует массовое их уничтожение взрослыми.

Возникает вопрос, каковы причины увеличения числа случаев детоубийства в период с 3 по 7 мая? Можно было бы думать, что за эти 4 дня птенцы, вылупившиеся первыми, подросли, стали более подвижными и активными и, получив возможность удалиться от своего гнезда, пали жертвами хозяев соседних гнезд. Однако наши данные позволяют усомниться в этом. Дело в том, что 3 мая все 147 птенцов были помечены. Из них к 7 мая убитыми оказались только 5 (3,4%), тогда как из 76 младших птенцов, вылупившихся после 3 мая (и вследствие этого не имевших меток), погибло 14 (18,4%). Эти различия в смертности между первой и второй партией птенцов достоверны при $p < 0,0001$. Аналогичная картина наблюдалась и в ряде других случаев. Так, в поселении II из 60 птенцов, помеченных 2 и 3 мая, к 7 мая погиб лишь 1 (1,7%), а из 40 птенцов, вылупившихся после 3 мая, к 7 мая было уничтожено взрослыми 5 пуховиков (12,5%)².

Исходя из сказанного, на первый взгляд следовало бы ожидать постоянного увеличения смертности птенцов вплоть до момента их 100-процентного вылупления. Однако, как мы видим из рис. 3, а, это не так. Причина состоит в том, что к моменту вылупления последних партий птенцов их общее количество (равно как и количество пуховиков, уязвимых для нападений взрослых) в действительности уменьшается — за счет предшествующей ювенильной смертности, эмиграции части выводков в ясли и взросления наиболее рано вылупившихся птенцов. Все эти процессы приводят к тому, что большие и плотные главные колонии в поздние периоды своего существования приобретают некоторые черты сходства с разреженными сопутствующими группировками.

Отсюда следуют два важных вывода. Во-первых, для окончательного выяснения характера взаимосвязи между концентрацией птенцов в колонии и уровнем их уничтожения взрослыми необходимы абсолютные учеты численности и возрастного состава птенцов на разных стадиях существования данной колонии (в настоящий момент мы такими данными не располагаем). Во-вторых, сопоставление суммарной ювенильной смертности в колониях с разной пространственной структурой (плотные многорядные, разреженные линейные и т. д.) не может дать достаточно объективной картины влияния пространственно-демографических характеристик группировки на размах ювенильной смертности.

Имея в виду всю ограниченность подобных суммарных оценок, мы все же приводим их в табл. 2. Оставив пока в стороне всевозможные сопутствующие группировки (см. ниже) и сравнивая друг с другом колонии и субколонии главных поселений, мы обнаруживаем максималь-

² Эти данные свидетельствуют о том, что смертность птенцов не может быть только результатом дезорганизации, привносимой в колонию присутствием наблюдателя.

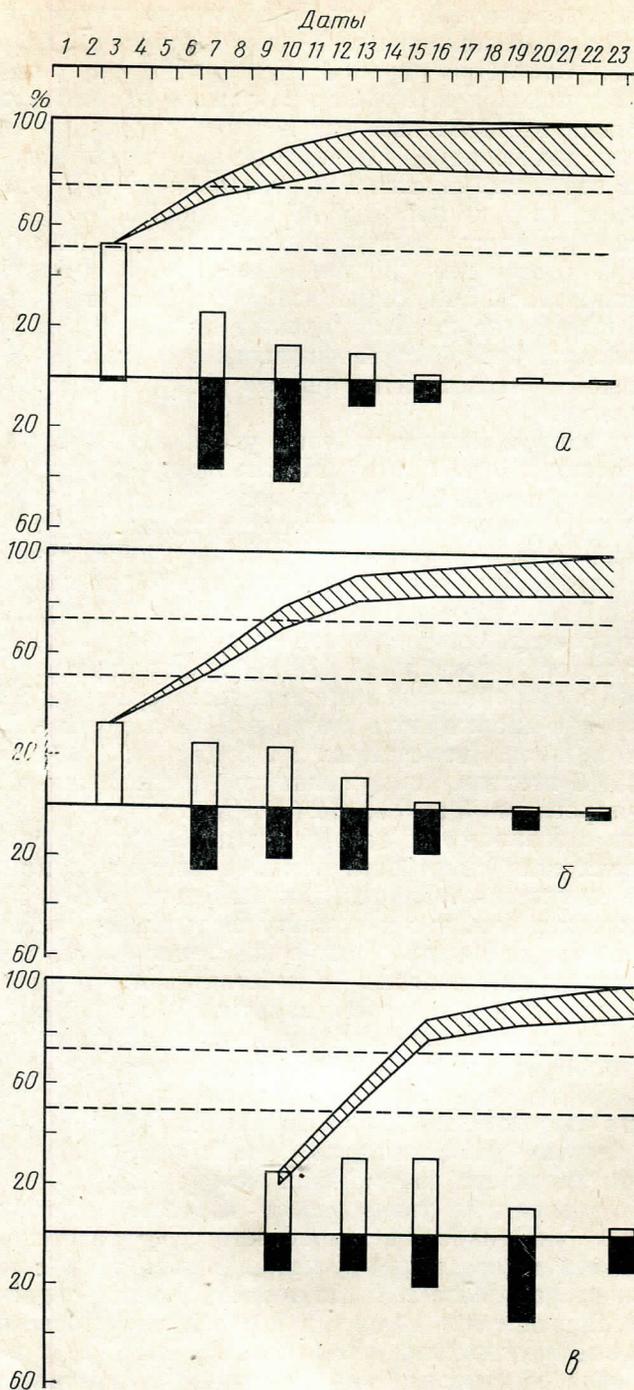


Рис. 3. Динамика вылупления и смертности птенцов в некоторых колониях и субколониях прикаспийской популяции: верхняя ломаная линия — ход вылупления в разные даты мая (верхняя шкала), выраженный в накопленных процентах (от общего числа птенцов, рожденных в данной колонии); заштрихованная площадь — накопленные проценты смертности птенцов; для группировок, где суммарный выход птенцов неизвестен (позиции «д», «е»), показан ход уменьшения числа яиц, из которых птенцы могут вылупиться в дальнейшем; 1 — доля птенцов, вылупившихся к данной дате после предыдущего учета; 2 — яйца, оставшиеся нереализованными к данной дате; 3 — птенцы, погибшие к данной дате после предыдущего учета (в процентах от общего числа птенцов, погибших в данной колонии); 4 — доля погибших птенцов (в процентах от числа птенцов, вылупившихся в колонии к данной дате); а — субколония 1А; б — колония 2; в — субколония 1В; г — колония 4.2; д — колония 5; е — колония 7.1

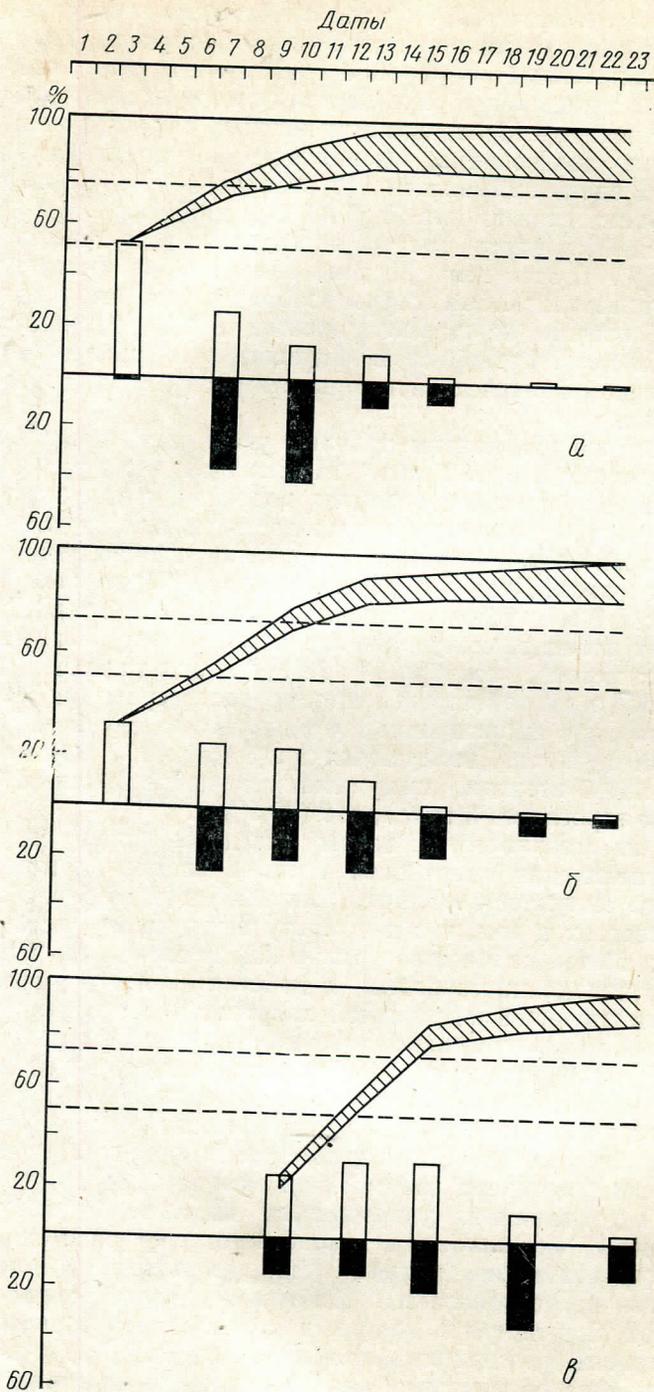


Рис. 3. Динамика вылупления и смертности птенцов в некоторых колониях и субколониях прикаспийской популяции: верхняя ломаная линия — ход вылупления в разные даты мая (верхняя шкала), выраженный в накопленных процентах (от общего числа птенцов, рожденных в данной колонии); заштрихованная площадь — накопленные проценты смертности птенцов; для группировок, где суммарный выход птенцов неизвестен (позиции «д», «е»), показан ход уменьшения числа яиц, из которых птенцы могут вылупиться в дальнейшем; 1 — доля птенцов, вылупившихся к данной дате; 2 — яйца, оставшиеся нереализованными к данной дате; 3 — птенцы, погибшие к данной дате после предыдущего учета (в процентах от общего числа птенцов, погибших в данной колонии); 4 — доля погибших птенцов (в процентах от числа птенцов, вылупившихся в колонии к данной дате); а — субколония 1А; б — колония 2; в — субколония 1В; г — колония 4.2; д — колония 5; е — колония 7.1

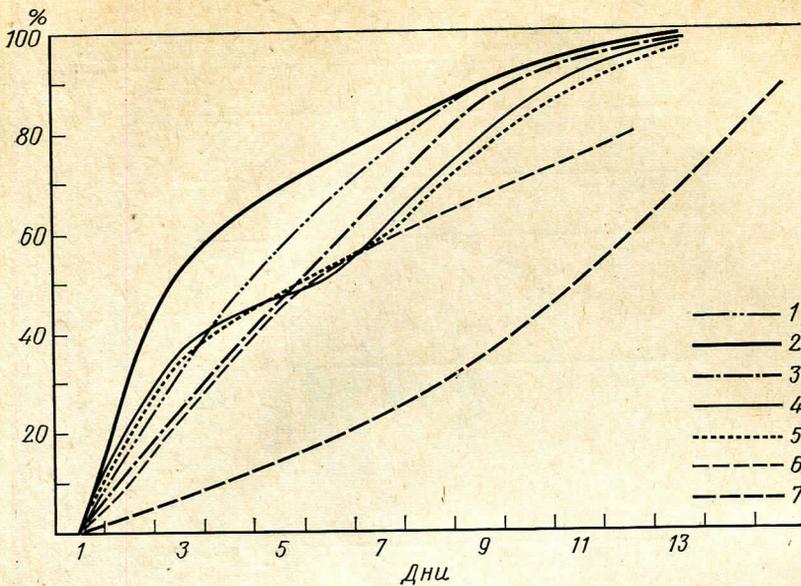


Рис. 4. Кривые хода вылупления птенцов: 1 — в колонии о-ва Смеха, 2—7 — в колониях и субколониях Прикаспия (2 — субколония 1А; 3 — колония 2; 4 — субколония 1В; 5 — колония 4.2; 6 — колония 7.1; 7 — колония 5); по оси абсцисс — дни от начала вылупления, по оси ординат — процент вылупившихся птенцов

няка в крупных многоядных группировках с максимально синхронизированным размножением. Только в этих условиях может одновременно присутствовать очень большое число птенцов раннего возраста, максимально уязвимых для нападений взрослых птиц.

Хотя вопрос о том, стимулирует ли повышенная концентрация птенцов агрессивность к ним со стороны взрослых, не может быть решен

Таблица 2

Смертность птенцов черноголового хохотуна в субколониях и колониях с различной пространственно-демографической структурой

№ субколоний и колоний	Число гнезд	Число отложенных яиц	Число вылупившихся птенцов	Птенцы, убитые в колонии			Птенцы, убитые в колонии и вне ее	
				абс.	% от общего числа вылупившихся птенцов	% от числа отложенных яиц	абс.	% от числа отложенных яиц
Колонии и субколонии главных поселений								
Субколония 1А	126	325	292	52	17,8	16,0	69	21,8
» 1В	35	97	67	10	14,9	10,3	18	18,6
» 1В	63	138	112	14	12,5	10,1	18	13,0
» 1Г	26	77	37	5	13,5	6,5	7	9,1
Колония 2	84	221	182	25	13,7	11,3	37	16,7
» 3	28	82	66	8	12,1	9,7	13	15,9
Всего	362	940	756	114	15,1	12,1	162	17,2
Колонии и субколонии сопутствующих поселений								
Колония 4.1	16	43	14	4	28,5	9,3	7	16,3
» 4.2	24	58	34	7	21,0	12,1	10	17,2
» 6	8	18	6	1	16,7	5,5	2	11,0
» 7.2	25	51	27	3	11,1	5,9	4	7,9
» 7.3	31	69	37	7	18,9	10,1	7	10,1
Всего	104	239	118	22	18,6	9,2	30	12,5

окончательно, ряд приведенных выше фактов позволяет допустить такую возможность. В случае справедливости этой гипотезы синхронизация размножения при определенных условиях может отрицательно сказываться на репродуктивном успехе колонии. Как видно из рис. 4, наиболее синхронными являются как раз те две группировки (субколонии 1А Кара-Богаз-Гола и поселение о-ва Смеха на оз. Тенгиз), где смертность молодняка весьма высока (см. Панов и др., 1980, стр. 1703).

Рассмотрим вопрос о том, каково влияние структурных особенностей различных типов колоний черноголового хохотуна на их репродуктивный успех и коротко коснемся возможных поведенческих механизмов, обуславливающих детоубийство у данного вида.

Огрубим нашу схему классификации группировок и попытаемся сопоставить между собой два крайних и наиболее различающихся типа: 1) ранние «главные» группировки с высокой численностью и плотностью и с синхронным размножением и 2) поздние сопутствующие группировки, которые включают сравнительно небольшое число гнезд (не более 30—40) и характеризуются средней невысокой плотностью и асинхронным размножением. Как мы видели, для группировок первого типа в целом характерен более высокий начальный репродуктивный потенциал (более крупная средняя кладка). Однако в наиболее крупных и плотных поселениях это преимущество отчасти нивелируется повышенной гибелью птенцов во время пребывания их в составе колонии.

Начальный репродуктивный потенциал группировок второго типа ниже — прежде всего за счет невысокой средней кладки, а также в силу того, что значительное число яиц оказывается неоплодотворенным. Кроме того, здесь обычно наблюдается заметная потеря яиц в период инкубации. В ряде случаев показано, что эти потери вызваны прямым воздействием хищников. Так, за одну ночь лисицей (*Vulpes vulpes*) было уничтожено 20 единиц (преимущественно — яиц) в колонии 4.1 и 15 единиц в колонии 4.2. Эти потери составляют соответственно 46,5 и 25,8% от общего числа яиц, отложенных в этих колониях. Случаи исчезновения яиц и целых гнезд зарегистрированы также в поздних разреженных колониях 7.1 и 7.2. Хотя по абсолютным значениям эти потери невелики (соответственно 7 и 10 яиц, исчезнувших в период инкубации), доля их от общего числа отложенных яиц довольно высока (порядка 14 и 12%).

Как показывают наши наблюдения за небольшой колонией черноголового хохотуна в заливе Кара-Богаз-Гол в 1980 г., при малой критической массе птиц³ они насиживают далеко не столь плотно, как чайки в больших колониях. В результате в случае беспокойства хохотуны бросают даже кладки, находящиеся почти на стадии вылупления. Не исключено, что пониженная мотивация насиживания в разреженных колониях (типа 7.1 и 7.2) приводит к оставлению птицами гнезд, яйца в которых затем расклеиваются другими хохотунами или хохотуньями (*Larus argentatus cachinnans*) (наши данные).

Первоначально мы предположили, что все эти потери (в разреженных группировках) на стадиях яйцекладки и насиживания могут в какой-то мере компенсироваться меньшей смертностью молодняка в период его пребывания в своей колонии. Мы исходили из того, что при асинхронном вылуплении в сопутствующих группировках концентрация птенцов никогда не достигает такого уровня, при котором детоубийство способно принять массовые формы. Однако, как следует из табл. 2, имеющиеся цифры не подтверждают этой гипотезы: в дополнительных поселениях суммарная смертность птенцов (в процентах от числа вы-

³ Эта колония состояла из 32 гнезд.

лупившихся птенцов) выше, чем в главных (различия недостоверны). Остается предположить, что в группировках рассматриваемого типа, в отличие от того, что мы видим в главных поселениях, смертность птенцов не является фактором, зависящим от плотности, и стимулируется иными причинами. Действительно, было показано, что в некоторых сопутствующих колониях основная гибель птенцов (младших в своих выводках) обусловлена их уничтожением собственными родителями (наши данные). Не исключено, что причина этого — молодость и дефицит родительского опыта у чаек, образующих поздние сопутствующие поселения. Однако для обсуждения этой проблемы требуются дополнительные данные.

Дальнейшей проверки заслуживает еще одно предположение, согласно которому ранняя эмиграция выводков из разреженных группировок должна приводить к повышенной гибели птенцов во время миграции выводков в ясли. К сожалению, данные по смертности птенцов за пределами колоний в высшей степени ориентировочны, поскольку достаточно точный учет трупов вне непосредственных окрестностей колоний методически невозможен (Панов и др., 1980, стр. 1703). В силу этого данные о гибели птенцов во время миграций могут быть сильно занижены. Так, для колонии 4.2 достоверно известны два птенца, погибших после ухода из нее, тогда как косвенные данные заставляют предполагать, что в действительности после эмиграции погибло не менее семи пуховиков. Иными словами, недонаселенность сопутствующих группировок, стимулирующая чрезмерно раннюю эмиграцию, может оказаться важным фактором, определяющим повышенную ювенильную смертность.

Для того чтобы окончательно оценить конечный репродуктивный успех в группировках обоих рассматриваемых типов, необходимы абсолютные учеты меченых птенцов, достигших, по крайней мере, 3-недельного возраста. Нам таких данных получить не удалось. Однако, как следует из предыдущих рассуждений, конечный репродуктивный успех (в процентах от числа отложенных яиц) должен быть, вероятно, выше в главных поселениях первого типа. Достигается это за счет того, что при росте численности и плотности при прочих равных условиях возрастает начальная плодовитость, повышается устойчивость мотивации насыщения и, вероятно, обеспечивается более надежная защита от наземных хищников. Однако увеличение размеров и плотности колонии при известных условиях может повлечь за собой и повышение ювенильной смертности.

Компромиссный характер соотношений между этими разнонаправленными тенденциями базируется, как мы полагаем, на принципе неустойчивого равновесия. По мере увеличения размеров и уплотнения колоний сверх некоей нормы баланс положительных и отрицательных следствий может измениться таким образом, что последние начнут преобладать. Так, если в группировках, включающих от 100 до 150 гнездящихся пар (как, например, в субколонии 1А), гибель молодняка составляет около 18%, то при возрастании числа гнезд до 300 и более конечный успех размножения может оказаться крайне низким. Например, в колонии о-ва Смеха он не превышает 22% (Панов и др., 1980, стр. 1703).

Учитывая разрушительные последствия перенаселения, можно предположить, что в наиболее выгодном положении находятся сопутствующие субколонии главных поселений — такие, например, как субколония 1В. Находясь под сильным стимулирующим влиянием соседней главной субколонии, они могут при невысокой собственной численности обладать благоприятной начальной плодовитостью, не страдая при этом от чрезмерно высокой ювенильной смертности. Умеренная асинхронность вылупления должна снижать смертность молодняка в пределах группировки, а оседлость выводков (обязанная близости глав-

ной субколонии) уменьшает смертность, падающую в разреженных колониях на период эмиграции. Так ли это в действительности, должны показать дальнейшие исследования.

Кратко рассмотрим более частные чисто поведенческие механизмы, обуславливающие детоубийство у черноголового хохотуна. Наши данные, как и материалы ряда работ по другим видам (Sprigg, 1974; G. Hunt, M. Hunt, 1975; Литвиненко, 1980), свидетельствуют о явном возрастании агрессивности взрослых птиц к началу вылупления птенцов. Эта агрессивность, первоначально адресуемая взрослому члену колонии, затем распространяется и на птенцов. С увеличением их числа в колонии заметно учащаются отлеты и прилеты взрослых птиц (в частности, приносящих корм), которые то и дело вынуждены проходить через всю колонию, минуя множество чужих гнезд и стимулируя антагонизм со стороны их хозяев. Чем больше в колонии птенцов, тем «нервознее» в ней общая обстановка. Нападение взрослой особи на птенца обеспечивает сброс агрессивных мотиваций, не вызывая ответного нападения. В популяции Тенгиза, где отмечены случаи каннибализма, нападение на пуховика иногда завершается пищевым подкреплением, что может приводить к формированию у некоторых особей временной специализации в питании птенцами собственного вида.

Естественно, что вероятность пасть жертвой нападения одной или нескольких взрослых птиц выше в плотных многорядных колониях, чем в разреженных линейных. Это было подтверждено Е. М. Гаузер (личное сообщение), которая показала, что смертность птенцов пестроносой крачки *Thalasseus sandwicensis* из краевых гнезд достоверно ниже, чем из центральных. Все сказанное косвенно свидетельствует в пользу гипотезы, что ювенильная смертность в колониях облигатно-колониальных чайковых птиц может быть фактором, непосредственно зависящим от плотности.

ЛИТЕРАТУРА

- Литвиненко Н. М., 1980. Чернохвостая чайка. М.: Наука, 1—144.
- Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю., Костина Г. Н., Андрусенко Н. Н., 1980. Социально обусловленная смертность птенцов и каннибализм в колониях черноголового хохотуна (*Larus ichthyaetus*). 1. Масштаб и причины ювенильной смертности.— Зоол. ж., 60, 11, 1694—1704.
- Blus L. J., Keahey J. A., 1978. Variation in reproductivity with age in the brown pelican.— Auk, 95, 1, 128—134.
- Coulson J. C., 1972. The significance of the pair-bond in the kittiwake.— Proc. 15th Intern. Ornithol. Congr. Hague, 1970. Leiden, 424—433.
- Hays H., 1978. Timing and breeding success in three- to seven-years-old common terns.— Ibis, 120, 1, 126—127.
- Hunt G. L., Hunt M. W., 1975. Reproductive ecology of the western gull: the importance of nest spacing.— Auk, 92, 2, 270—279.
- Penney R. L., 1968. Territorial and social behaviour in the Adelie penguin.— In: Antarct. Bird Stud. Washington: D. C., Amer. Geophys. Union, 83—131.
- Sprurr E. B., 1974. Individual differences in aggressiveness of Adelie penguins.— Animal Behav., 22, 3, 611—616.

Институт эволюционной морфологии и
экологии животных
Академии наук СССР
(Москва)

Поступила в редакцию
23 июля 1981 г.